山楂叶螨雄螨繁殖潜力

李定旭[1]，权澎琪[1]，董钧锋[1]，胡镇杰[1]，杨海博[1]，陈汉杰[2]

（1. 河南科技大学林学院，河南洛阳 471023；2. 中国农业科学院郑州果树研究所，郑州 450009）

摘要：【目的】山楂叶螨 *Tetyanychus viennensis* Zacher 是我国北方落叶果树的重要害虫。本研究旨在探索山楂叶螨雄螨的繁殖潜力。【方法】采用叶碟饲养法，在室内温度 25 ±1℃，相对湿度60% ±10%，光周期 16L∶8D 条件下，研究了山楂叶螨雄螨的交配次数、交配时间及可繁育的雌性后代数。【结果】雄螨羽化后可立即进行交配，第 1 次交配的交配时间最长，随后的交配时间明显缩短；足以使雌螨充分受精的最短有效交配时间为 50 s，远短于其正常的交配时间；雄螨终生交配授精雌螨数为 26 ~37 头，可繁育雌性后代 688 ~989 头，且与性比关系密切；雄螨日龄对其交配能力有明显的影响，日均交配次数在 3 日龄成螨内无明显变化，5 日龄则显著减少，但在 7 日龄后仍可维持较高的交配能力；交配历史能显著地影响雄螨的交配能力，在经历 20 次交配后，雄螨日均交配次数显著降低，但即使经历 30 次交配仍可保持足够的授精能力。【结论】山楂叶螨雄螨具有较强的交配和授精能力。

关键词：山楂叶螨；繁殖；雄螨；交配；授精；雌性后代

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2017)05-0562-08

Reproduction potential of male adults of the hawthorn spider mite, *Tetranychus viennensis* (Acari: Tetranychidae)

LI Ding-Xu[1], QUAN Peng-Qi[1], DONG Jun-Feng[1], HU Zhen-Jie[1], YANG Hai-Bo[1], CHEN Han-Jie[2]

(1. College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China; 2. Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China)

Abstract: 【Aim】The hawthorn spider mite, *Tetranychus viennensis* Zacher, is an important damaging pest on deciduous fruit trees in northern China. This study aims to explore the reproduction potential of male adults of *T. viennensis*. 【Methods】Leaf disc bioassay was employed to investigate the number of matings in adult males, mating duration, the number of daughters fathered by a male and the percentage of males in offspring of *T. viennensis* under the laboratory conditions of 25 ±1℃, 60% ±7% RH and a photoperiod of 16L∶8D. 【Results】Upon emergence of *T. viennensis* adults, males continued to mate with females until the end of their life. The copulation duration of the first mating of males was the longest and became significantly shorter in following matings. The least copulation duration of a male to inseminate a female was 50 s, much shorter than in nature. The newly emerged male adults copulated and inseminated 26 - 37 females, and contributed to 688 - 989 daughters over their lifetime, depending on the sex ratio. The age (in days) of male adults significantly affected their mating capability. The daily number of matings of male adults significantly decreased when they were 5 day-old, whereas had no obvious change when they were within 3 day-old. However, the male adults were still able to inseminate several females per day when they were over 7 day-old. The mating history of male adults imposed significant effects on their mating capability. The daily number of matings of male adults significantly decreased when they historically mated more than 20 times, but male adults could maintain the capability to inseminate females sufficiently even they had inseminated 30 females. 【Conclusion】Male adults of *T.*

基金项目：公益性行业（农业）科研专项经费项目(2011030020)

作者简介：李定旭，男，1965 年生，河南灵宝人，博士，教授，主要从事害虫综合治理及昆虫生态学教学与研究，E-mail：ldigxu@163.com

收稿日期 Received：2017-02-28；接受日期 Accepted：2017-04-18

viennensis have an extraordinary reproduction potential to copulate, inseminate and fertilize female adults.
Key words: *Tetranychus viennensis*; reproduction; male adult; mating; insemination; female offspring

山楂叶螨 *Tetranychus viennensis* Zacher 是我国北方落叶果树的主要害虫之一,它常以各活动螨态群集于叶片背面吸食汁液,受害严重时常引起叶片提早脱落,甚至引起二次发芽、二次开花,不仅使当年苹果产量大幅度降低,而且严重削弱树势,对以后几年的产量也有较大影响。有关山楂叶螨生物学的研究已经明确,雌性个体只能进行一次交配,而雄性个体可进行 3 ~ 5 次交配（王慧芙, 1981）。由于在山楂叶螨自然种群中,雌雄性比很不均衡,雄性的比例只有 0.2% ~20%（忻介六, 1988）,甚至更低,因而雄螨的繁殖力对于确保雌性个体的充分受精、维持种群的繁荣与稳定具有十分重要的作用。

以往有关叶螨的研究大多集中于雌螨,而对雄螨的关注相对较少。有关雄螨繁殖行为的研究多集中于交配前的守候和个体之间的竞争(Potter *et al*., 1976; Ohzora and Yano, 2008; Oku, 2014),以及雄螨搜寻雌螨的行为(Royalty *et al*., 1992; Tien *et al*., 2011),如 Rasmy 和 Hussein（1994）认为二斑叶螨 *T. urticae* 的雄螨可被雌螨的性外激素所吸引;Oku 等(2005)的研究认为神泽氏叶螨 *T. kanzawai* 的雄螨是追寻雌螨在叶面上留下的痕迹来寻找雌螨的;Rodrigues 等(2017)认为二斑叶螨雄螨通过气味和痕迹来区别雌螨交配与否;而有关雄螨生殖力的研究则少见。昆虫雄性个体在生殖活动的地位主要通过授精数量来体现(Arnqvist and Nilsson, 2000),而这又与自身的生殖潜能、交配能力和精子质量密切相关(Roitberg *et al*., 2001)。因此,本研究在对山楂叶螨雌螨繁殖研究的基础上(李定旭等, 2009),深入研究了山楂叶螨雄性个体的繁殖力,以期为进一步探索其在种群性比调节中的作用以及山楂叶螨种群数量变化的内在原因提供必要的依据;同时,对于了解导致性比不平衡的原因、探索其进化机制也有着重要作用。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

供试山楂叶螨采自河南省洛阳市郊区孙旗屯乡土桥沟果园。选择个体健壮、均匀一致的个体若干头,带回室内,在离体的苹果叶片上连续饲养 3 代以上后,备用。叶螨的饲养在直径为 150 mm 的培养皿中进行,培养皿盖用小橡胶块垫起 3 mm 以利通气。在培养皿中倒入 15 g/L 琼脂液 40 mL,待冷却、凝固后备用。从田间采来的新鲜的、充分展开的苹果叶片(品种为金冠)背面朝上、平放于琼脂之上,然后将叶螨转移至叶片上饲养。最后把培养皿放入人工气候箱(PQX-450B-30H,宁波莱福科技有限公司)培养。饲养条件为:温度 25 ± 1℃,相对湿度 60% ±10%,光周期 16L∶8D。

实验均在直径为 90 mm 的培养皿中进行。从田间采集新鲜的、充分展开的苹果叶片,经解剖境检查确保干净后在室内统一打成直径 20 mm 的叶碟,将叶碟背面朝上放置在琼脂层上,最后把培养皿放入人工气候箱进行培养。实验条件同饲养条件。

雄螨的获得:从室内饲养的山楂叶螨种群中选择处于静止期的第二若螨(雌性)若干,统一接入一新鲜的叶片,雌螨羽化后立即在解剖境下仔细检查,一旦发现有雄螨出现则将该叶片上所有的叶螨全部放弃不用。待雌螨开始产卵后,每天将雌螨转移至另外的叶片上以得到未受精卵,卵继续饲养至成螨羽化即全部为雄性。雄螨羽化后即可用于实验。

雌螨的获得:从室内饲养的山楂叶螨种群中选择处于静止期的第二若螨(雌性)若干,成螨羽化后即全部为雌性。

1.2　雄螨最短有效交配时间的测定

根据初步实验结果,将雄螨交配时间设为 0, 20, 30, 40, 50, 60 和 261 s（对照),实验所用雄螨均为羽化后 2 h 以内。在双目解剖镜下观察,雄螨交配时间即将达到 20, 30, 40, 50 和 60 s 时,用细毛笔轻触雄螨,使之结束交配;对照组则任其自然交配并记录交配时间。将交配后的雌螨转移至新的叶碟上培养,雌螨开始产卵后每天将雌螨转移到新的叶碟上并记录产卵量;7 d 后弃去雌螨,将卵继续培养直至羽化,记录雌、雄后代数量。期间及时更换叶碟和琼脂保湿基质。每头雄螨为 1 次重复,各处理重复 20 ~30 次。

1.3　雄螨交配时间测定

将 8 头雌螨(羽化≤2 h)挑入一叶碟上,同时接入 1 头羽化 2 h 内的雄螨,然后在双目解剖镜下观察,并利用秒表计时雄螨交配时间。当雄螨尾部翘

起并插入雌螨体内开始计时,雄螨尾部脱离雌螨时终止计时,并将交配完成的雌螨转移到另外的叶碟上饲养;继续观察该雄螨下一次的交配,直至每头雄螨完成约 20 次交配(在 2 d 内)。交配时间短于 50 s(属无效交配,详见结果部分)的不予统计。每头雄螨为 1 次重复,共重复 30 次以上。

1.4 雄螨终生交配次数以及寿命的测定

实验共设置 3 个处理,雌雄性比分别为 15∶1, 10∶1 和 5∶1(雌∶雄)。在每个叶碟上接入 15, 10 和 5 头雌螨及 1 头雄螨(羽化≤2 h)任其交配,24 h 后将该雄螨转入新的、已接入刚羽化雌螨的叶碟上继续任其交配,如此循环直至雄螨死亡为止;同时,将各处理的雌螨分开单独饲养,并在饲养所用的叶碟和培养皿上做清楚标记;待雌螨产卵后每 3 d 将雌螨转移到新的叶碟上并记录产卵量,直至雌螨死亡为止;继续培养卵至成螨羽化,以是否有雌螨出现作为交配与否的标准,以后代中雌螨的比例超过 60% 作为有效交配的标准。各处理重复 30 次。

1.5 雄螨日龄对其交配能力的影响

共设 4 个处理:雄螨日龄分别为 1, 3, 5 和 7 d, 实验时间均为 24 h。1 d 雄螨羽化后立即用于实验,其余处理的供试雄螨羽化后均用叶碟单独饲养,在其达到所设定日龄后用于实验。在单个叶碟上接入 15 头雌螨(羽化≤2 h)和 1 头供试雄螨,24 h 后将各处理中的雌螨单独培养,待雌螨产卵 7 d 后弃去雌螨,将卵继续培养至羽化,按前述标准确定有效交配次数。各处理均至少重复 20 次。

1.6 交配历史对雄螨交配及授精能力的影响

实验共设置 7 个处理,雄螨的历史交配次数设为 0, 5, 10, 15, 20, 25 和 30 次。供试雄螨的日龄均为 4 日龄,实验前对雄螨按 1.3 节方法确定交配次数。将 10 头雌螨(羽化≤ 2 h)挑入叶碟上,同时接入 1 头供试雄螨,然后在双目解剖镜下观察并确认为有效交配后,将第 1 头有效交配的雌螨移出,单独饲养,按前述方法确定其后代中雌雄性个体数;其余雌螨继续进行实验,24 h 后移除雄螨,并将所有雌螨分别饲养,按前述方法确定雄螨的有效交配次数。各处理均至少重复 20 次。

1.7 数据统计与分析

将以上各处理中雄性山楂叶螨的交配时间、交配次数、产卵量、雌性后代数量等统计量均用 SAS 统计软件进行方差分析,各处理间的差异通过多重比较(Fisher's LSD)方法进行比较,后代中雌(雄)性比例数据则是经反正弦转换后进行方差分析;后代中雌(雄)性比例按下式计算:后代中雌(雄)性比例(%)=后代中雌(雄)个体数/后代中雌雄个体数总和×100;产雌雌螨比例(%)=后代中有雌性个体的雌螨数/供试雌螨总数×100。

2 结果

2.1 山楂叶螨雄螨最短有效交配时间

在人为干扰条件下,雄螨不同交配时长对雌螨产卵量及后代雌、雄数量的影响的实验结果见表 1。

表 1 山楂叶螨雄螨最短有效交配时间

Table 1 Least copulating duration for fertilization in male adults of *Tetranychus viennensis*

交配时间 Mating duration (s)	n	单雌产卵量 Number of eggs laid per female	后代雄螨数量(头/雌) Number of males in offspring produced per female	后代雌螨数量(头/雌) Number of females in offspring produced per female	产雌雌螨比例 Proportion of females producing female offspring (%)	后代中雌性比例 Proportion of females in offspring (%)
0	29	19.32 ±1.81 c	16.02 ±1.33 a	0	0	0
20	29	21.26 ±2.11 bc	17.72 ±2.02 a	0	0	0
30	49	21.54 ±2.31 b	16.88 ±1.84 ab	3.04 ±0.32 c	22.45	15.26 ±1.86 c
40	53	23.43 ±2.16 ab	13.49 ±1.91 b	6.88 ±1.12 b	66.04	33.78 ±2.01 b
50	42	25.68 ±1.98 a	6.15 ±1.52 c	18.87 ±1.44 a	100.00	75.39 ±3.24 a
60	34	26.57 ±2.01 a	5.64 ±1.12 c	19.64 ±1.65 a	100.00	77.69 ±3.81 a
261 (CK)	30	26.63 ±1.86 a	5.51 ±1.03 c	19.86 ±1.54 a	100.00	78.28 ±3.26 a

表中数据为平均值±标准差;同一列数据后不同字母表示差异显著(Fisher's LSD, $P<0.05$);下同。Data in the table are mean ± *SD*, and those followed by different letters within a column are significantly different (Fisher's LSD, $P<0.05$). The same for the following tables.

表 1 结果表明，与雄螨交配不同时间后，雌螨的产卵量（$F=2.82$；$P=0.0304$），后代中雌、雄性后代个体数量（雌性：$F=5.63$；$P=0.0004$；雄性：$F=3.89$；$P=0.0056$），以及后代性比（$F=4.82$；$P=0.0002$）均有显著差异。其中，雌螨未交配及交配时间为 20 s 和 30 s 时，其产卵量明显少于正常交配的雌螨，且前两个处理中雌螨的后代均未出现雌性个体，而交配时间为 30 s 时的雌螨后代中有少量雌性个体；交配时间达 40 s 时，雌螨的产卵量与正常交配雌螨（交配时间 130 ~ 560 s，平均为 261 s）的产卵量无明显差异；且 66% 的雌螨都产有雌性后代，但后代中雌性的比例明显较低，说明雌螨的受精并不充分；交配时间达 50 s 时，所有雌螨都产生雌性后代，后代中雌螨的比例也已基本与正常交配时的一致，且单个雌螨的后代中雌性比例的最低值（60%）也与正常交配时的性比一致。因此可以认为，雄螨最短有效交配时间为 50 s，即雄螨交配时间达到 50 s 即可确保雌螨获得足够的精子。

2.2 山楂叶螨雄螨的交配时间

实验表明，雄螨羽化后随即可连续多次进行交配。由于并非所有的雄螨都在规定时间内完成了 20 次交配，故表 2 只列出了前 18 次的交配时间的测定结果。

表 2 结果表明，雄螨第 1 次的交配时间最长（343.5 s），且显著长于以后各次交配的时间（$F=9.80$；$P<0.0001$）；随后的交配时间逐渐缩短，但第 2 ~ 7 次交配的交配时间无明显差异，第 3 ~ 10 次交配的交配时间无明显差异，第 8 ~ 14 次交配的交配时间无明显差异，第 16 ~ 18 次交配的交配时间显著短于第 1 ~ 14 次交配的交配时间。可见，随着交配次数的不断增加，雄螨每次交配的时间逐渐缩短。

2.3 山楂叶螨雄螨繁殖潜力及寿命

在不同性比下，测定了雄螨的终生交配次数（仅指有效交配）、繁育的雌性后代数、寿命以及最大交配次数。结果（表 3）表明，随着雌雄比例的提高，每头雄螨终生平均交配次数及其繁育的雌性后代数均逐渐降低，如在雌雄比例为 5∶1 时，每头雄螨终生有效交配次数平均 37.5 次，可以繁育雌性后代 989 头；而在雌雄比例为 15∶1 时，每头雄螨终生有效交配次数平均 26.1 次，可以繁育雌性后代 688 头。

表 2 山楂叶螨雄螨的交配时间

Table 2 Copulating durations of male adults of *Tetranychus viennensis*

交配次序 Mating sequence	n	交配时间（s） Mating duration	交配次序 Mating sequence	n	交配时间（s） Mating duration
1st	35	343.5 ± 18.8 a	10th	34	193.9 ± 11.3 cde
2nd	35	265.8 ± 20.1 b	11th	34	185.3 ± 13.3 ef
3rd	35	259.4 ± 16.1 b	12th	33	184.4 ± 11.5 ef
4th	35	242.5 ± 16.2 bc	13th	31	176.4 ± 12.9 ef
5th	35	224.6 ± 14.3 bcd	14th	29	172.8 ± 13.3 ef
6th	35	219.2 ± 12.3 bcd	15th	29	163.6 ± 13.0 fg
7th	35	216.2 ± 15.4 bcd	16th	27	157.4 ± 15.4 g
8th	35	202.4 ± 16.7 cde	17th	24	155.4 ± 11.2 g
9th	35	199.8 ± 13.9 cde	18th	22	150.4 ± 10.3 g

表 3 不同性比下山楂叶螨雄螨的交配次数和繁育的雌性后代数

Table 3 Number of matings and the number of daughters fathered by male adults of *Tetranychus viennensis* at different sex ratios

性比（♀/♂） Sex ratio	雄螨交配次数 Number of matings per male	雄螨寿命（d） Longevity of male adult	繁育的雌性后代数（头/雄） Number of daughters fathered per male	最大交配次数 Maximal number of matings per male
5∶1	37.5 ± 10.67 a	11.05 ± 1.33 a	989.22 ± 73.24 a	77
10∶1	32.6 ± 12.62 ab	9.03 ± 1.30 b	786.45 ± 61.33 b	83
15∶1	26.1 ± 10.45 b	6.65 ± 1.17 c	688.62 ± 48.71 c	59

方差分析结果表明,在不同性比下,山楂叶螨雄螨的终生交配次数(F = 2.82; P = 0.0256)及繁育的雌性后代数(F = 5.64; P < 0.0001)有显著差异,在雌雄比例为 15∶1 时雄螨的交配次数显著少于 5∶1比例下的雄螨,而雌雄比例为 5∶1 和 10∶1 之间以及 15∶1 和 10∶1 之间的差异均不显著;每头雄螨繁育的雌性后代数则在不同性比之间均有显著差异。雄螨的寿命在不同处理之间差异显著(F = 15.62; P < 0.0001),即随着雌雄比例的增大,雄螨寿命显著缩短。

图 1 是雄螨的日均交配次数逐日的变化。结果表明,在不同性比下雄螨的日均交配次数有显著差异(F = 3.12; P = 0.0426)。其中,在 3 日龄内,雄螨日均交配次数在不同性比之间的差异显著,在雌雄性比 15∶1 时为最高,而 5∶1 时最低;在 4 - 9 日龄,雌雄性比 5∶1 和 10∶1 之间交配次数无明显差异,在 6 日龄时,雄螨日均交配次数在各性比之间无明显差异。另一方面,雄螨日均交配次数随其日龄的增长而降低的速率也有一定差异,雌雄性比 15∶1 中的雄螨日均交配次数降低较快,至 7 日龄时已显著低于其余两个处理;而雌雄性比为 5∶1 和 10∶1 处理中雄螨日均交配次数降低缓慢,即使在第 9 - 10 天,雄螨日均交配次数仍维持在 3 ~ 4 次,说明雄螨具有持久的交配能力。

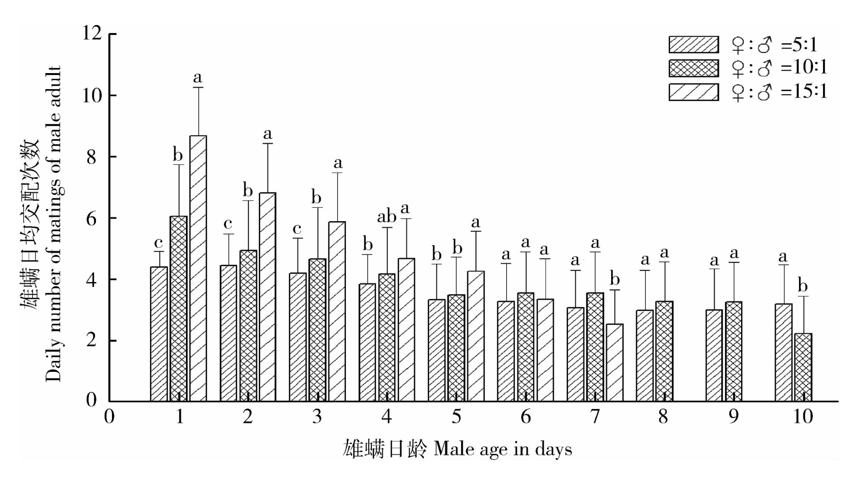


图 1　山楂叶螨雄螨日均交配次数

Fig. 1　Daily number of matings of male adults of *Tetranychus viennensis* at different sex ratios

同一日龄中不同字母表示交配次数差异显著(Fisher's LSD)(P < 0.05)。Different letters on top of bars within the same age indicate significant difference (Fisher's LSD) (P < 0.05).

2.4　山楂叶螨雄螨日龄对其交配能力的影响

雄螨的交配能力以日均交配次数表示。不同日龄雄螨日均交配次数的实验结果如表 4。方差结果表明,在 1 - 7 日龄之间,每头雄螨在 1 日龄内的交配次数差异显著(F = 16.62; P < 0.0001)。Fisher's LSD 检验表明,在 1 - 3 日龄范围内,雄螨的日均交配次数无明显差异,而雄螨达 5 日龄后,其日均交配次数显著减少;与不同日龄的雄螨交配后,雌螨所产后代中雌性个体的数量并无明显显差异(F = 0.62; P = 0.9431),表明与不同日龄的雄螨交配后,雌螨所产卵的受精率并无明显差异。这一结果说明,雄螨的交配能力随着雄螨日龄的增长其逐渐降低,5 日龄后雄螨的交配能力显著降低,但其授精能力并未受到影响。

2.5　交配历史对山楂叶螨雄螨交配和授精能力的影响

由于只有受精的雌螨才能产出雌性后代,故雌螨后代中雌性个体数量的多少可反映出与之交配的雄螨的授精能力。具有不同交配史(次数)的雄螨,在给与相同数量的雌螨后,其交配次数以及雌螨的产卵量、后代中雌雄性个体数见表 5。

对表 5 方差分析表明,不同交配史的雄螨在 24 h 内的交配次数有显著差异(F = 7.81; P = 0.0042),Fisher's LSD 检验结果显示,交配史为 0 ~ 15 次的雄螨,其交配能力基本相同,交配史达 20 次时,雄螨交配能力已明显下降,平均交配次数显著减少,交配史达 30 次的雄螨,其交配能力的下降更加明显,但仍可保持日均 4.16 次交配。雌螨与不同交配史的雄螨交配后,其产卵量无显著差异(F = 1.09; P = 0.7645),即雄螨的交配历史对雌螨的产卵量没有影响;但其后代中的雌性个体数差异显著(F = 6.88; P = 0.0072),Fisher's LSD 检验结果显示,与交配史为 0 ~ 15 次的雄螨交配后,雌螨所产雌

表 4　山楂叶螨不同日龄其雄螨的交配次数及其雌性后代数

Table 4　Number of matings of different day-old male adults of *Tetranychus viennensis* and the number of females in their offspring

雄螨日龄 Age in days of male adults	n	日均交配次数 Number of matings per day	雌性后代数 Number of females in offspring
1	29	8.96 ±1.52 a	20.19 ±1.65 a
3	26	8.77 ±1.59 a	19.75 ±1.68 a
5	23	6.38 ±1.78 b	19.35 ±1.54 a
7	22	5.94 ±1.74 b	19.66 ±1.72 a

表 5　交配历史对山楂叶螨雄螨交配和授精能力影响

Table 5　Effect of mating history on the copulating and insemination ability of male adults of *Tetranychus viennensis*

雄螨历史交配次数 Historical mating number per male	N	雄螨交配次数 Number of matings male	单雌产卵量 Number of eggs laid per female	雌性后代数(头/雌) Number of females in offspring produced per female	后代雄性百分比 Percentage of males in offspring
0	36	7.88 ±1.44 a	27.88 ±3.94 a	20.85 ±2.03 a	21.11 ±2.72 c
5	33	7.52 ±1.32 a	28.45 ±3.22 a	20.79 ±2.08 a	20.13 ±2.40 c
10	33	7.08 ±1.23 a	26.16 ±3.03 a	19.22 ±1.61 a	21.68 ±2.11 c
15	31	6.42 ±1.22 ab	29.52 ±4.09 a	19.34 ±1.79 a	22.61 ±2.44 c
20	29	6.15 ±0.96 b	28.54 ±3.48 a	18.45 ±1.81 ab	24.21 ±2.62 bc
25	22	4.63 ±0.92 bc	29.28 ±3.79 a	17.56 ±1.74 b	27.97 ±2.15 ab
30	20	4.16 ±0.84 c	28.65 ±3.22 a	16.22 ±1.61 b	31.96 ±2.62 a

N：重复次数 Number of replicates.

性后代数无显著差异；而雌螨与交配史为 20 次的雄螨交配后，所产的雌性后代数开始减少，但与无交配史的雄螨之间的差异并不显著；当雄螨交配史达 25 次后，与之交配的雌螨所产的雌性后代数显著减少，说明雄螨在经历 25 次交配后，其授精能力已开始降低。从后代中雄性所占比例来看，则各处理之间差异显著（$F=3.69$；$P=0.0245$），其中，与交配史达 25 次的雄螨交配的雌螨所产后代中雄性所占比例显著升高，表明随着雄螨交配次数的增加，与之交配的雌螨所产的雌性后代数呈下降趋势，后代中雄性个体数量则逐渐增加；但即使雄螨经历 30 次交配后，与之交配的雌螨所产后代中雌性个体的数量和比例仍处于主导地位。

3　结论与讨论

目前国内外对山楂叶螨的研究重点都是对其雌性生殖能力的研究，尚无对其雄性生殖能力的研究报道。本研究结果表明，山楂叶螨雄螨羽化后可立即进行交配，首次交配的交配时间最长，随后的交配的交配时间逐渐缩短；雄螨能够使雌螨充分受精的最短交配时间为 50 s；交配完成后，雄螨很快就可以进行下一次交配；在羽化后 3 d 内其交配、授精能力无明显变化，5 日龄后，其日均交配次数显著降低；每头雄螨终生可授精的雌螨数可达 26 ~37 头，每头雄螨可繁育的雌性后代数为 688 ~989 头，这与性比关系密切；随着交配次数的增加，雄螨的交配能力逐渐降低，但仍可保持较强的授精能力。据此推断，雄螨在羽化时其精巢中的精子已经成熟，且在整个成虫期间能够不断形成新的精子，从而保证了雄螨的授精能力。

在叶螨中，未受精的雌螨只能产出雄性后代，而受精的雌螨才能产出雌性后代。对于雌螨而言，只有第一次交配是有效的，而雄螨可多次交配（Potter *et al.*，1976）。不同昆虫争夺交配权的策略包括交配前的守候、阻塞雌虫的生殖道、延长交配时间以及交配后守护等（Parker，1970）。本研究中，雄性山楂叶螨能够使雌螨充分受精的最短有效交配时间为 50 s，但在没有人为干扰的情况下，其交配时间均在 150 s 以上，这就说明，雄螨在向雌螨输送了充足数量的精子后仍不会离去。结合表 2 和 5 的结果，雄螨的交配次数不同其交配时间有明显的变化，但其后代中雌性个体的数量并无明显的变化，说明这种交配时间的延长显然不是为了完成精子输送，而是

为了防止雌螨与其他雄螨的再次交配，故这种策略属于交配后守护。Satoh 等(2001)对二斑叶螨 *T. urticae* 的研究发现，雄性二斑叶螨也有类似的交配后守护行为，并认为二斑叶螨雄螨的最短交配时间为 40 s，但 Satoh 等是以交配时间和雌性后代数量之间的相关性来判断的，而本研究则是以后代中雌性的性比作为判断标准的。此外，实验中发现，雄螨前 5 次交配的交配时间均在 100 s 以上，从第 6 次交配开始出现交配时间少于 50 s 的现象，至第 15 次后交配时间少于 50 s 的现象逐渐增多。

雄螨的繁殖潜力取决于其交配次数、授精的雌螨数，并最终表现为雌性后代总数。本研究结果显示，山楂叶螨雄螨终生交配次数远高于通常认为的 3～5 次，且与雄螨所面临的雌螨多少即性比密切相关；在正常的性比下(如雌雄性比为 5∶1 时)，雄螨终生有效交配、并受精的雌螨数平均达 37 头，每头雄螨可繁育的雌性后代数为 989 头；当雌性比例过高如雌雄性比为 15∶1 时，雄螨可通过提高交配频率来保证雌螨的受精，但其寿命会显著缩短，其终生交配次数下降(仅 26 次)，每头雄螨可繁育的雌性后代数也减少为 688 头。这显然是由于雄螨在短时间内交配次数过多，精子和体能消耗过快，从而影响授精质量雄螨的寿命。Krainacker 和 Carey(1989)曾报道，二斑叶螨雄螨终生可交配约 70 次，繁育 1 145 头雌性后代，但没有涉及到性比的变化。在田间叶螨种群的性比总是雌性偏多，雌雄性比通常是 3∶1 (Krainacker and Carey, 1990)，雄螨的多次交配习性可以确保种群中雌螨的受精；如果因某些原因使得实际性比严重失衡，雄螨可通过加大交配频率来弥补雄螨数量的不足；而短期内的高频率交配又使得雄螨的寿命缩短，从而出现短期内田间性比的极端失衡，这将会使部分雌螨延迟交配甚至无法交配；未能交配的雌螨只能产生雄性后代(Bonato and Gutierrez, 1999; 李定旭等, 2009)，从而使后代种群的性比得以纠正。

山楂叶螨雄螨具有较强的交配和授精能力。本研究结果表明，雄螨在羽化后 3 d 内，其日均有效交配次数无明显变化，5 d 后其日均有效交配次数显著较少，说明随着雄螨日龄增长，其交配能力逐步下降，这种现象在许多昆虫中都存在，可归咎于其生理老化(Gillott, 2003)。但即使在 10 日龄之后，雄螨仍能保持一定的交配能力，且授精量似乎并未因此而受到影响，因其后代中雌性个体数和比例基本维持正常(表 4)。随着交配次数的增多，雄螨的交配能力和授精能力逐渐下降，与之交配的雌螨配所产的雌性后代数逐渐减少，雄性后代数逐渐增多，这种现象在许多昆虫中都存在(Jacob and Boivin, 2004)。本研究结果表明，雄螨在经历过 20 次交配后，其交配能力和授精能力开始下降，后代中雌性个体开始减少，雄性个体数量开始增加(表 5)。但即使在雄螨经历的交配次数达 30 次时，与之交配的雌螨所产后代中雌螨的比例仍很高(70% 左右)，后代雌雄性比维持在 2∶1～3∶1 之间，仍属基本正常(Krainacker and Carey, 1990; Oku, 2014)。这说明山楂叶螨雄螨在成虫期间仍会形成一定数量的精子，即使雄螨经历了数十次有效交配，甚至在 10 日龄之后仍可维持较强的授精能力，从而保证了种群中雌螨的受精。Krainacker 和 Carey(1990)证明，二斑叶螨雄螨在连续 15 次交配后即可耗尽所有精子，但经过 4 d 后就可恢复授精能力。

值得指出的是，室内控制条件下实验的结果与田间实际总有一定的差异。如在实际中，雄螨为了争夺交配权，总是有多头雄螨守候在处于静止期的雌螨身旁(Royalty *et al*., 1993; Satoh *et al*., 2001)，不同雄螨之间必然会有一定的竞争(Oku, 2014)，因此进一步深入的研究仍是必要的。因雄螨能与多头雌虫进行交配、授精，其可繁育的雌性后代取决于其能够交配、授精的雌螨数，故本研究的结果对于评价雄性个体内在繁殖潜力方面仍有重要价值。

参考文献 (References)

Arnqvist G, Nilsson T, 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav*., 60: 145–164.

Bonato O, Gutierrez J, 1999. Effect of mating status on the fecundity and longevity of four spider mite species (Acari: Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol*., 23: 623–632.

Gillott C, 2003. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol*., 48: 163–184.

Jacob S, Boivin G, 2004. Insemination potential of male *Trichogramma evanescens*. *Entomol. Exp. Appl*., 113: 181–186.

Krainacker DA, Carey JR, 1989. Reproductive limits and heterogeneity of male twospotted spider mites. *Entomol. Exp. Appl*., 50: 209–214.

Krainacker DA, Carey JR, 1990. Male demographic constraints to extreme sex ratio in the two spotted spider mite. *Oecologia*, 82: 417–423.

Li DX, Tian J, Guo YL, Zhang XN, Yang YL, 2009. Effects of delayed mating on the reproduction of the hawthorn spider mite, *Tetranychus viennensis* Zacher (Acari: Tetranychidae). *Acta Entomol. Sin*., 52(12): 1312–1318. [李定旭, 田娟, 郭艳兰, 张晓宁, 杨玉玲,

2009. 延迟交配对山楂叶螨繁殖的影响. 昆虫学报, 52(12): 1312－1318]

Ohzora Y, Yano S, 2008. Fertilization of two-spotted spider mite mothers changes sons. *J. Acarol. Soc. Jpn.*, 17(2): 87－92.

Oku K, 2014. Sexual selection and mating behavior in spider mites of the genus *Tetranychus* (Acari: Tetranychidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 49: 1－9.

Oku K, Yano S, Osakabe M, Takafuji A, 2005. Mating strategies of *Tetranychus kanzawai* (Acari: Tetranychidae) in relation to mating status of females. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 98(4): 625－628.

Parker GA, 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.*, 45: 525－567.

Potter DA, Wrensch DL, Johnston DE, 1976. Guarding, aggressive behavior, and mating success in male twospotted spider mites. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 71: 882－885.

Rasmy AH, Hussein HE, 1994. Effect of age and mating on release of female sex pheromones and male response in the two-spotted spider mite. *J. Appl. Entomol.*, 117: 109－111.

Rodrigues LR, Figueiredo ART, Varela SAM, Olivieri I, Magalhães S, 2017. Male spider mites use chemical cues, but not the female mating interval, to choose between mates. *Exp. Appl. Acarol.*, 77(1): 1－13.

Roitberg BD, Boivin G, Vet LEM, 2001. Fitness, parasitoids and biological control: an opinion. *Can. Entomol.*, 133: 429－438.

Royalty RN, Phelan PL, Hall FR, 1992. Arrestment of male twospotted spider mite caused by female sex pheromone. *J. Chem. Ecol.*, 18: 137－153.

Royalty RN, Phelan PL, Hall FR, 1993. Comparative effects of form, colour, and pheromone of twospotted spider mite quiescent deutonymph on male guarding behaviour. *Physiol. Entomol.*, 18: 303－316.

Satoh Y, Yano S, Takafuji A, 2001. Mating strategy of spider mite, *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) males: postcopulatory guarding to assure paternity. *Appl. Entomol. Zool.*, 36(1): 41－45.

Tien NSH, Massourakis G, Sabelis MW, Egas M, 2011. Mate choice promotes inbreeding avoidance in the two-spotted spider mite. *Exp. Appl. Acarol.*, 54: 119－124.

Wang HF, 1981. Economic Insect Fauna of China, Fasc. 23. Acari: Tetranychoidae. Science Press, Beijing. [王慧芙, 1981. 中国经济昆虫志, 第23册. 螨目: 叶螨总科. 北京: 科学出版社]

Xin JL, 1988. Agricultural Acarology. Agriculture Press, Beijing. [忻介六, 1988. 农业螨类学. 北京: 农业出版社]

（责任编辑：赵利辉）